Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	44	36	Brux. 31.12.1968

NOMBRE DE RENCONTRES ENTRE LES INDIVIDUS DE N POPULATIONS ANIMALES HOMOGENES. ETABLISSEMENT D'UNE EQUATION.

PAR

R. R. TERCAFS (1).

INTRODUCTION.

Le but général de notre travail est la détermination des facteurs régissant la formation, l'évolution et le maintien des populations animales. Ce programme comprend, d'une part, la transformation de certaines données biologiques essentielles en paramètres mathématiques, d'autre part, l'élaboration de modèles mathématiques exprimant les relations entre les divers composants d'une population.

L'évolution d'une population animale est la résultante d'un grand nombre de facteurs. Cependant, certains d'entre eux sont prédominants. Parmi ceux-ci, on peut citer : le nombre de proies détruites par les carnivores, le taux de reproduction des différents biotes, les masses métabolisées, etc.

Dans la plupart de ces phénomènes apparaît une donnée essentielle : le nombre de rencontres entre les individus. Dans le cas des prédateurs, il est bien évident que le nombre de proies détruites, par unité de temps, dépendra du nombre de contacts entre les animaux appartenant à ces deux niveaux trophiques. De même, le taux de reproduction sera, également, en partie fonction du nombre d'accouplements, c'est-à-dire du nombre de rencontres entre les individus de sexe différent d'une même population.

Le nombre de rencontres entre les individus d'une population est donc un processus essentiel régissant l'évolution de cette population.

(1) Chargé de recherches du Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique (F. N. R. S.)
Bénéficiaire d'un crédit aux chercheurs du F. N. R. S.

Toute élaboration de modèle mathématique tendant à exprimer de façon précise les variations des divers constituants d'une population animale suppose donc la quantification préalable de cette relation fondamentale.

Nous avons mis au point une équation exprimant le nombre de rencontres entre les individus de *n* catégories différentes en fonction de divers paramètres. C'est le détail de cette formulation, avec des exemples d'expériences, que nous présentons dans ce travail.

Etablissement d'une équation exprimant le nombre de rencontres entre les individus de *n* populations différentes.

L'équation sera d'abord établie pour deux populations puis étendue à *n* populations.

Considérons une espace E contenant une population animale P1, distribuée dans tout l'espace de façon aléatoire. Supposons que les animaux de cette population se déplacent tous, pendant l'espace de temps considéré.

Cette population est caractérisée par les facteurs suivants:

m = nombre d'animaux de la population P1 par cm^2.
D1 = diamètre d'influence ou de perception d'un animal (2).
V1 = vitesse moyenne de déplacement des animaux de P1.

Considérons, d'autre part, un animal, A(P2), appartenant à une autre population P2, vivant dans le même espace E. Un animal de la population P2 est caractérisé par :

V2 = vitesse moyenne de déplacement.
D2 = diamètre d'influence ou de perception.

Dans un cm^2 de l'espace E, il y a *m* animaux P1. Les animaux se déplacent dans le même plan. Il y aura rencontre entre l'animal A(P2) et un animal de P1 si les deux surfaces d'influence ou de perception $\frac{\pi D2^2}{2}$ et $\frac{\pi D1^2}{2}$ viennent en contact. Ou plus simplement, puisque le mouvement a lieu dans un plan, lorsque les diamètres D1 et D2 se rencontrent. La longueur totale de contact possible entre l'animal A (P2) et les animaux P1 est donc égale à *m* D, avec D = D1 + D2.

(2) Dans le cas des objets inertes, on ne fera intervenir que le diamètre réel de l'objet. Dans le cas des animaux, il est bien évident qu'il n'y a pas besoin d'un contact physique pour qu'il y ait rencontre entre deux individus. On doit alors faire intervenir soit un diamètre de perception (dans le cas d'un prédateur, par exemple) ou d'influence : une proie émet autour d'elle un certain nombre d'informations (odeur, substances sur le sol, vibrations, etc.).

D'autre part, chaque animal de la population P1 se déplace dans toutes les directions avec une vitesse V1. L'animal A(P2) se déplace dans toutes les directions avec une vitesse V2. Il existe donc une vitesse de déplacement relative entre deux animaux de P1 et de P2 pris deux à deux. Appellons cette vitesse Vr.

En une seconde, l'animal A(P2) s'est déplacé par rapport aux animaux P1 d'une distance dont la valeur est donnée par Vr.

La longueur totale de contact possible est donc maintenant égale à m D $\overline{Vr}$, $\overline{Vr}$ étant la vitesse relative moyenne.

Le nombre de rencontres, par seconde et par cm[2], entre un animal de P2 et les animaux de la population P1 est donc :

$$\theta_{12} = m \, D \, \overline{Vr} \qquad (1).$$

S'il y a n animaux de P2, on a :

$$\theta_{12} = n \, m \, D \, \overline{Vr} \qquad (2).$$

De même, dans un système à n populations, on calculera le nombre de rencontres pour chaque catégorie prises deux à deux.

Calcul de $\overline{Vr}$.

Les directions de déplacement de deux animaux A(P1) et A(P2) font entre elles un angle α. La vitesse relative Vr, pour une valeur de α, est égale à :

$$Vr = \sqrt{V1^2 + V2^2 - 2 \, V1 \, V2 \cos \alpha} \qquad (3).$$

Dans un cas général, α peut prendre n'importe quelle valeur comprise entre 0 et 2π, toutes les directions étant équiprobables.

La probabilité d'avoir une valeur comprise entre $\alpha + \varepsilon$ et $\alpha - \varepsilon$ est :

$$\frac{d\alpha}{2\pi}$$

Le phénomène étant continu (α peut varier de 0 à 2 de façon continue), on peut intégrer l'équation 3 pour avoir la valeur de $\overline{Vr}$.

On a :

$$\overline{Vr} = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} Vr \, d\alpha = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \sqrt{V1^2 + V2^2 - 2 \, V1 \, V2 \cos \alpha} \, d\alpha$$

On peut simplifier cette équation en posant :

$$A = \frac{2\,V1\,V2}{V1^2 + V2^2}$$

L'équation devient :

$$\overline{Vr} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{V1^2 + V2^2} \int_0^{2\pi} \sqrt{1 - A\cos\alpha}\, d\alpha \qquad (4).$$

Résolution de l'intégrale $\int_0^{2\pi} (1 - A\cos\alpha)^{1/2}\, d\alpha$.

Notons d'abord que cette intégrale peut être divisée en deux autres intégrales:

$$\int_0^{2\pi} (1 - A\cos\alpha)^{1/2}\, d\alpha = \int_0^{\pi} (1 - A\cos\alpha)^{1/2}\, d\alpha + \int_{\pi}^{2\pi} (1 - A\cos\alpha)^{1/2}\, d\alpha$$

Posons : $\alpha = 2\pi - \beta$.

Il vient : $d\alpha = -\, d\beta$.

$$\cos\alpha = \cos(2\pi - \beta) = \cos\beta.$$

Donc : $\int_0^{2\pi} (1 - A\cos\beta)^{1/2}\, d\beta = 2 \int_0^{\pi}$

La résolution de cette intégrale est impossible par les moyens classiques. Cependant, elle peut être calculée en considérant qu'elle est égale à une somme finie des valeurs particulières de l'intégrale pour des valeurs d'α extrêmement petites, variant de 0 à π.

Nous avons programmé cette équation en langage machine « Fortran » en donnant à α des valeurs successives de 0 à π, par pas de $\pi/100$. Le calcul est effectué sur un ordinateur IBM 7040 (3).

En outre, pour l'utilisation pratique de l'équation (2), il importe de connaître $\overline{Vr}$ pour le plus grand nombre possible de valeur de A. On peut facilement en calculer un grand nombre car A est compris entre 0 et 1. En effet :

(3) Travail effectué au Centre de Calcul et de Traitement de l'Information de l'Université de Liège.

$A \geqslant 0$ car les vitesses sont toujours positives ou nulles
$A \leqslant 1$ car $V1^2 + V2^2 \geqslant 2\,V1\,V2$

en effet :

$V1^2 + V^2 - 2\,V1\,V2 = (V1 - V2)^2 \geqslant 0$ (un carré est toujours positif ou nul).

De la même façon que précédemment, nous avons programmé l'équation (5) en faisant varier A de 0 à 1 par pas de 0.01.

$$S = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} (1 - A \cos \alpha)^{1/2} d\alpha \qquad (5)$$

Les valeurs obtenues sont reproduites dans le tableau 1, L'erreur maximum effectuée en utilisant ce mode de calcul peut être évaluée. En effet, la courbe représentant l'équation est croissante, car :

$$\left(\sqrt{1 - A \cos \alpha}\right)' = \frac{1}{2\sqrt{}} A \sin \alpha \geqslant 0 \text{ si } 0 \leqslant \alpha \leqslant \pi$$

Calculons l'intégrale par la méthode des rectangles :

$$S_1 = \frac{1}{\pi} \sum_{\beta=0}^{99} \frac{\pi}{100} \sqrt{1 - A \cos \frac{\beta\pi}{100}}$$

$$\leqslant \frac{1}{\pi} \int_0^{\pi} \leqslant \frac{1}{\pi} \sum_{\beta=1}^{100} \frac{\pi}{100} \sqrt{1 - A \cos \frac{\beta\pi}{100}} = S_2$$

$$S_1 = \frac{1}{100} \sum_{\beta=0}^{99} \sqrt{1 - A \cos \frac{\beta\pi}{100}}$$

$$\leqslant \frac{1}{\pi} \int_0^{\pi} \leqslant \frac{1}{100} \sum_{\beta=1}^{100} \sqrt{1 - A \cos \frac{\beta\pi}{100}} = S_2$$

L'intégrale vaut donc :

$$S = \frac{S_1 + S_2}{2} + \triangle$$

Evaluons l'erreur $|\triangle|$:

$$|\triangle| = \frac{S_2 - S_1}{2} = \frac{1}{200}\left(\sqrt{1 + A} - \sqrt{1 - A}\right) \leqslant \frac{\sqrt{2}}{100} = 0.007$$

L'erreur est maximum quand A est grand (proche de 1). Dans le cas considéré, l'erreur est de 0,7 %.

Applications expérimentales. Vérifications des hypothèses.

Dans toutes les équations développées plus haut, nous avons supposé que les animaux se déplaçaient de façon aléatoire. Dans le cas des Invertébrés, cette hypothèse semble vraisemblable. BERTHET (1964) a mesuré les déplacements de diverses espèces d'Oribatides marqués au $Na_2\,Ir^{192}\,Cl_6$. Les parcours observés rappellent nettement les images obtenues lors de l'étude des trajectoires de particules animées d'un mouvement brownien.

Pour vérifier la concordance des valeurs théoriques déduites de l'équation (4) et les observations expérimentales, nous avons effectué deux types d'expériences.

Expériences sur *Gammarus pulex*.

Dans cette expérience, nous avons étudié un cas particulier de l'équation (4). Considérons, en effet, que la population P1 est constituée par des individus immobiles (prédateurs à l'affût, par exemple). On a donc : V1 = 0.

L'équation est alors simplifiée et on a :

$$\bar{Vr} = V2$$

Pour connaître le nombre de rencontre, il suffit de remplacer les valeurs demandées dans l'équation (2). Ces valeurs sont toutes connues.

Dispositif expérimental.

Les animaux sont placés, une heure après leur capture, dans une enceinte expérimentale de 24 × 30 cm contenant de l'eau sur une hauteur d'un cm . L'eau est maintenue à une température constante de 10 °C. Sur le fond, se trouvent des cercles noirs représentant les animaux immobiles de la populations P1. Ces cercles ont un diamètre d'un cm et sont distribués au hasard, à une concentration de 0,11 points par cm².

TABLEAU 1.

Valeurs de S en fonction de A, variant de 0 à 1, par pas de 0.01. Explications dans le texte.

A	S	A	S	A	S	A	S
0.00	1.000						
0.01	1.000	0.02	1.000	0.03	1.000	0.04	0.999
0.05	0.999	0.06	0.999	0.07	0.999	0.08	0.999
0.09	0.999	0.10	0.998	0.11	0.998	0.12	0.998
0.13	0.998	0.14	0.997	0.15	0.997	0.16	0.997
0.17	0.996	0.18	0.996	0.19	0.996	0.20	0.995
0.21	0.995	0.22	0.995	0.23	0.994	0.24	0.994
0.25	0.994	0.26	0.993	0.27	0.993	0.28	0.992
0.29	0.992	0.30	0.991	0.31	0.991	0.32	0.990
0.33	0.990	0.34	0.989	0.35	0.989	0.36	0.988
0.37	0.987	0.38	0.987	0.39	0.986	0.40	0.986
0.41	0.985	0.42	0.984	0.43	0.983	0.44	0.983
0.45	0.982	0.46	0.981	0.47	0.981	0.48	0.980
0.49	0.979	0.50	0.978	0.51	0.977	0.52	0.976
0.53	0.976	0.54	0.975	0.55	0.974	0.56	0.973
0.57	0.972	0.58	0.971	0.59	0.970	0.60	0.969
0.61	0.968	0.62	0.967	0.63	0.966	0.64	0.965
0.65	0.963	0.66	0.962	0.67	0.961	0.68	0.960
0.69	0.959	0.70	0.957	0.71	0.956	0.72	0.955
0.73	0.953	0.74	0.952	0.75	0.950	0.76	0.949
0.77	0.947	0.78	0.946	0.79	0.944	0.80	0.942
0.81	0.941	0.82	0.939	0.83	0.937	0.84	0.935
0.85	0.933	0.86	0.931	0.87	0.929	0.88	0.927
0.89	0.925	0.90	0.922	0.91	0.920	0.92	0.917
0.93	0.914	0.94	0.912	0.95	0.908	0.96	0.905
0.97	0.902	0.98	0.898	0.99	0.893	1.00	0.886

L'enceinte est filmée, sur Gevapan 30, pendant la durée de l'expérience, à l'aide d'une caméra Pathé Webo M 16 mm, équipée d'un objectif de 25 mm de focale (Angénieux 1 : 1.4), à la cadence de 8 images/seconde.

L'examen du film, à la visionneuse, permet de déterminer la vitesse des animaux P2 (Gammarus) et le nombre de rencontres entre les animaux P1 et P2.

Le diamètre de perception des Gammarus est donné par la largeur de leur corps, dans le sens du déplacement : 0,3 cm.

Pour augmenter la précision, nous avons examiné chaque animal séparément. La vitesse individuelle est ainsi chaque fois calculée à chaque déplacement. Ce procédé supprime également l'obligation de fractionner le temps expérimental en temps infiniment petits *dt* dans le cas où une partie de la population reste immobile.

Résultats.

Les résultats obtenus sont repris dans le tableau 2. On constate une excellente relation entre les résultats obtenus par l'observation et ceux obtenus par le calcul, en ce qui concerne la moyenne des diverses expériences. Cependant, les fluctuations individuelles sont assez importantes ce qui entraîne une valeur non significative dans le calcul d'un test de corrélation. Ces fluctuations sont tout-à-fait normales vu le nombre de mesures effectué. La bonne concordance entre les résultats moyens calculés et observés prouvent que les animaux se sont bien dirigés au hasard et que la formule proposée est parfaitement valable, en ce qui concerne le nombre de rencontres moyen.

Expériences sur *Steganacarus magnus*.

L'expérience suivante est effectuée en utilisant les données de BERTHET (1964, page 12). En effet, cet auteur a publié une figure représentant les déplacements de cinq individus de l'espèce Steganacarus magnus, en fonction du temps. De cette figure, on peut déduire la vitesse de déplacement moyenne de chaque individu. On peut donc, à partir de ces données, effectuer une expérience identique à celle conduite sur les Gammarus.

Dispositif expérimental.

Sur la figure représentant le déplacement des Oribatides (population P2), nous plaçons une surface transparente contenant des points noirs représentant les animaux immobiles P1, distribués au hasard. Les points noirs ont un diamètre d'un cm et sont distribués à la concentration

TABLEAU 2

Expériences sur Gammarus pulex. Nombre de rencontres observés et calculés.

Animal n°	Vitesse cm/sec.	Nb de rencontres observé/sec.	Nb de rencontres calculé/sec.
1	3.4	0.0	0.49
2	6.4	0.8	0.92
3	5.2	0.8	0.74
4	3.0	1.0	0.43
5	6.0	1.4	0.86
6	6.0	1.0	0.86
7	5.8	0.8	0.83
8	3.8	1.0	0.54
9	6.7	0.0	0.96
10	7.0	2.0	1.0
11	5.7	0.7	0.81
12	5.0	1.1	0.72
13	5.7	1.0	0.81
14	4.5	0.0	0.64
15	3.7	0.4	0.53
16	4.8	0.5	0.69
17	6.5	0.5	0.93
18	4.7	1.0	0.67
19	8.0	1.3	1.14
20	4.3	0.0	0.61
Moyenne	5.31	0.765	0.759

de 0.11 individus/cm^2. La distance de perception des Oribatides est de 0.1 cm.

L'examen des deux figures superposées donnent immédiatement le nombre de rencontre total. Dix expériences ont été effectuées sur chaque tracé.

TABLEAU 3

Expériences sur Steganacarus magnus.
Nombre de rencontres observés (moyenne de 10 expériences) et calculés.

Animal n°	Vitesse cm/jour	Nb de rencontres observé/jour (Moyenne de 10 exp.)	Nb de rencontres calculé/jour
1	3.90	0.48	0.47
2	5.02	0.55	0.60
3	3.90	0.43	0.41
4	4.22	0.52	0.51
5	3.01	0.38	0.36
Moyenne	4.01	0.472	0.470

Résultats.

Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 3. Comme dans le cas des Gammarus, il existe une excellente correspondance entre les résultats moyens observés et les valeurs déduites des équations. Les animaux se sont donc bien déplacés au hasard.

DISCUSSION ET CONCLUSION.

Plusieurs modèles mathématiques ont déjà été proposé pour exprimer les variations de populations au sein d'une communauté animale simplifiée, contenant des prédateurs et des proies ou des parasites et des hôtes. La méthode classique, celle de Lotka (1925) et Volterra (1939), est de faire intervenir des coefficients de natalité et de mortalité, spécifiques aux deux niveaux trophiques de la population étudiée.

Des modèles analogues ont été présentés par la suite (Bodenheimer et al., 1952; Ullyett, 1953) où interviennent également des coefficients regroupant un grand nombre de phénomènes biologiques.

A ces modèles déterministes simples, d'autres auteurs ont tenté de substituer des modèles stochastiques (Bartlett, 1957; Bailey, 1964). La plupart de ces modèles conduisent à des équations insolubles dont les solutions ne peuvent être connues que par approximation (Whittle, 1952). D'autre part, l'application de ces modèles à des situations réelles,

par exemple la croissance d'une population de paramécies sur une culture de levure et de bactéries, montre qu'il existe rarement une situation écologique suffisamment homogène pour être exprimée par ce type de modèle mathématique (BARTLETT, 1957, 1960 discutant les résultats expérimentaux de GAUSE, 1934).

Ces diverses considérations nous ont amener à reconsidérer le problème d'un modèle mathématique de populations en partant de notions biologiques plus élémentaires.

Prenons, par exemple, le « coefficient de natalité » utilisé dans presque tous les modèles étudiés. Ce coefficient tente de couvrir un éventail impressionnant de phénomènes. Citons en quelques-uns : existence de mâles et de femelles dans une population donnée à un moment donné, rencontre entre les mâles et les femelles, accouplement, gestation, ponte des œufs, développement des œufs, développement des larves et passage au stade adulte. Ces phénomènes ont des durées différentes et peuvent être affectés par divers facteurs extérieurs : destruction des œufs par les prédateurs, mortalité des jeunes pour des causes physiques, etc. Il est donc illusoire de vouloir représenter une telle masse de processus biologiques par un seul paramètre mathématique, même considéré comme variant de façon aléatoire.

Le travail que nous avons entrepris et dont les grandes lignes ont été définies au début de cet article a pour but de substituer à divers coefficients globaux toute une série de paramètres calqués sur la réalité biologique. Le détail des paramètres ainsi choisis et la justification de ce choix seront exposés dans un travail qui sera publié ultérieurement.

Une valeur essentielle intervenant dans un grand nombre de situations biologiques est le nombre de rencontres entre les constituants d'une population; par exemple, le nombre de rencontres prédateurs-proies, mâles-femelles, adultes-jeunes, etc.

Les équations que nous avons mis au point (équations 2, 4 et tableau 1) permettent de calculer le nombre de rencontres entre les individus appartenant à *n* populations animales différentes. Elles tiennent compte des vitesses de déplacement respectives de chaque composant des populations étudiées, de leur distance de perception, de leur zone d'influence et de leur densité.

Tout facteur extérieur influençant l'un ou l'autre de ces paramètres va modifier le nombre de rencontres. Ainsi, il est bien évident que tout facteur modifiant les vitesses de déplacement de l'une ou l'autre catégorie de populations va affecter la vitesse relative $\bar{Vr}$. La température, la saison, le niveau d'alimentation vont intervenir. Il importera donc d'en tenir compte dans tout problème étudiant une population pendant une longue période. Un raisonnement analogue s'applique aux dimensions des diamètres de perception et d'influence.

De même tout facteur modifiant la concentration relative d'une ou de plusieurs catégories d'animaux va modifier le nombre de rencontres.

Il faudra donc fractionner la durée du phénomène étudié en périodes dt convenables. Le bilan total pourra être une intégration si le phénomène est continu ou une simple somme si le phénomène est discontinu.

Une équation analogue mais d'utilisation moins générale a été formulée par SKELLAM (1958) dans un problème différent : le calcul de la densité d'une population d'oiseaux en considérant le nombre d'oiseaux rencontrés par un observateur se déplaçant dans une forêt. SKELLAM a effectué la résolution de l'intégrale exprimant la vitesse relative en utilisant les tables de LEGENDRE (1825), méthode moins générale que celle que nous avons utilisée (tableau 1). Dans la suite de notre travail, cette résolution précise aura une grande importance.

Pour terminer, il nous faut encore insister sur le fait que la formulation proposée ici n'est valable que si les animaux considérés se déplacent au hasard pendant l'espace de temps considéré. Une telle hypothèse de travail semble raisonnable dans le cas des Invertébrés et est confirmée par nos expériences sur Gammarus et Steganacarus.

Les équations que nous proposons constituent donc un outil de travail intéressant dans le cas des études de populations car elles permettent de quantifier un grand nombre de phénomènes biologiques. Nous nous servirons de ces équations dans le programme général défini au début de cet article.

RESUME.

Présentation détaillée d'une équation exprimant le nombre de rencontres (θ_{12}) entre les individus de deux populations animales (1 et 2), en fonction de divers facteurs :

$$\theta_{12} = n\,m\,\mathrm{D}\,\overline{\mathrm{Vr}}$$

n = nombre d'individus dans la population 1
m = nombre d'invidus/cm² dans la population 2
D = somme des diamètres d'influence ou de perception D1 et D2
$\overline{\mathrm{Vr}}$ = vitesse relative des individus 1 par rapport aux individus 2.
Extension à un système à n populations.
Exemples d'expériences.

SUMMARY.

Detailed presentation of an equation giving encounter number (θ_{12}) between the individuals of two animal populations (1 and 2), in terms of several parameters :

$$\theta_{12} = n\,m\,\mathrm{D}\,\overline{\mathrm{Vr}}$$

n = number of individuals in population 1
m = number of individuals/cm² in population 2

D = sum of influence or perception diameters D1 and D2 of individuals 1 and 2

$\overline{Vr}$ = relative velocity of individuals 1 to individuals 2.
Generalization to a n population system.
Examples of experiments.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions M. le Professeur Paul BERTHET (Université de Louvain) et René MOORS (Université de Liège) d'avoir bien voulu nous aider en divers points de ce travail.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BAILEY, N. T. J.
1964. *The elements of Stochastic processes with applications to the natural sciences.* (John WILEY ed., New York.)

BARTLETT, M. S.
1957. *On theoretical models for competitive and predatory biological systems.* (Biometrika, 44, 27.)
1960. *Stochastic population models in ecology and epidemiology.* (John WILEY ed., New York.)

BERTHET, P.
1964. *L'activité des Oribatides d'une chênaie.* (Inst. Roy. Sc. Natur. Belg., mém. n° 152.)

BODENHEIMER, F. S. et SHIFFER, M.
1952. *Mathematical studies in animal populations.* (Acta Biotheoritica, 10, 23.)

GAUSE, G. F.
1934. *The struggle for existence.* (WILLIAM and WILKINS eds, Baltimore.)

LEGENDRE, A. M.
1825. *Traité des fonctions elliptiques.* (Paris.)

LOTKA, A. J.
1925. *Elements of physical biology.* (WILLIAMS and WILKINS eds, Baltimore.)

SKELLAM, J. G.
1958. *The mathematical foundations underlying the use of line transects in animal ecology.* (Biometrics, 14, 385.)

ULLYETT, G. C.
1953. *Biomathematics and insect population problem : a critical review.* (Mem. ent. Soc. S. Afri., 2.)

VOLTERRA, V.
1931. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie.* (GAUTHIER-VILLARS éd., Paris.)

WHITTLE, P.
1952. *On the use of the normal approximation in the treatment of stochastic processes.* (J. R. Statist. Soc., B19, 268.)



AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles 3